LE LAC D'ALLOS (ALPES-DE-HAUTE-PROVENCE). SANCTUAIRE ET LABORATOIRE DE L'ÉVOLUTION POUR L'OMBLE CHEVALIER DU LÉMAN (*SALVELINUS ALPINUS* ; SALMONIDAE)

par

Yoichi MACHINO (1) & Bernard RIVIER (2)

RÉSUMÉ. - Les recherches bibliographiques révèlent que l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) n'est pas une espèce autochtone dans le lac d'Allos (Alpes-de-Haute-Provence). Il aurait été introduit dans les années vingt du 20e siècle à partir d'une souche provenant du Léman. Son pool génétique n'aurait pas été perturbé depuis son acclimatation en raison de l'absence de repeuplements ultérieurs. Il y forme actuellement deux populations distinctes. Des études de biologie et de génétique des populations sont nécessaires pour préserver ces ombles chevaliers si particuliers et aider à la préservation du lac d'Allos lui-même.

ABSTRACT. - Lake Allos (Alpes-de-Haute-Provence). Sanctuary and laboratory of evolution for the Arctic charr of Lake Leman (*Salvelinus alpinus*; Salmonidae).

Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) is a cold-water salmonid that was recorded in the Red Data Book of threatened species in France although its geographical distribution continues to extend and it has been established now in 138 lakes in France. Lake Allos (a French lake in Department of Alpes-de-Haute-Provence, 2229 m a.s.l.) possessed Arctic charr of unknown origin. Therefore the origin was researched in the present paper. Till the 1910s this fish had not been known from Lake Allos. There was a project of Arctic charr introduction in 1922 (but result is unknown). For the first time this fish was reported in Lake Allos in 1923. In 1924 the lake was further restocked with the same species. Arctic charr therefore seems not to be native to this lake. In 1800 only three French lakes were reported to contain Arctic charr (Lakes Leman, Bourget and Paladru). *Salvelinus alpinus* was in fact a fish of low altitude in France. The notion of "Arctic charr, a high-altitude fish" was not due to a natural distribution but to a long history of artificial stockings into high-altitude lakes through the 20th century in France and Switzerland or since the Middle Age in Austrian Tyrol and Italy. Since its introduction during the 1920s Arctic charr lives in Lake Allos. Its original strain would be from Leman, and genetic pool seems not to have been disturbed since that time because no further stockings would have been carried out. Lake Allos therefore contains a pure strain of Arctic charr (of Lake Leman). After several decades of acclimatization, *S. alpinus* formed two distinct populations in Lake Allos. Population biology and genetics are important for providing data necessary for protection and management of Arctic charr and Lake Allos. Together these belong to natural heritage of France.

Key words. - Salmonidae - *Salvelinus alpinus* - France - Lake Allos - Biogeography.

L'omble chevalier *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) est un poisson d'eau froide qui a réussi à s'adapter à des milieux très variés grâce à sa plasticité écologique (Hammar, 1998). En France, il est actuellement présent dans des lacs profonds ou dans des lacs de haute altitude (Machino, 1991, 1995a). Bien qu'il soit officiellement classé comme "espèce vulnérable" dans la liste rouge des espèces menacées en France (Maurin, 1994), il continue à étendre sa répartition géographique, car on continue à l'introduire un peu partout (Machino, 1995a, 1995b, 1998 ; Davaine et Beall, 1997). Auparavant, l'omble chevalier n'était connu en France que dans très peu de lacs (Machino, 1995a, 1995b).

Le lac d'Allos (44°14'04"N, 6°42'38"E ; alt. 2229 m, superficie 54 ha, prof. max. 51 m ; Alpes-de-Haute-Provence ; Fig. 1) héberge des ombles chevaliers (CTGREF, 1975 ; Hug, 1975 ; Carmié, 1978 ; Kiener, 1985 ; CEMAGREF, 1986 ; Machino, 1991 ; Rivier, 1994). Ce lac est situé dans le bassin du Verdon, à la fois sur le territoire de la commune d'Allos et sur celui du Parc National du Mercantour. Le lac occupe une vaste dépression d'origine glaciaire. La cuvette lacustre est creusée, au nord dans les grès et poudingues lutétiens allochtones qui forment la charnière anticlinale du verrou du lac. Au sud, les faciès argileux des calcaires et calcschistes du crétacé paléocène forment la cuvette imperméable du lac. Le lac d'Allos présente un exutoire souterrain. Les eaux s'évacuent par des pertes karstiques situées dans la barre de poudingue fermant la cuvette lacustre vers l'aval. Les résurgences (alt. 2195 m) donnent naissance à la Serpentine, puis au Chadoulin, affluent rive gauche du Verdon (Fig. 1). La configuration de

(1) 13 rue Montorge, F-38000 Grenoble, FRANCE. [yoichi.machino@fnac.net]
(2) Division Hydrobiologie, CEMAGREF, Le Tholonet, BP 31, F-13612 Aix-en-Provence Cedex 1, FRANCE.

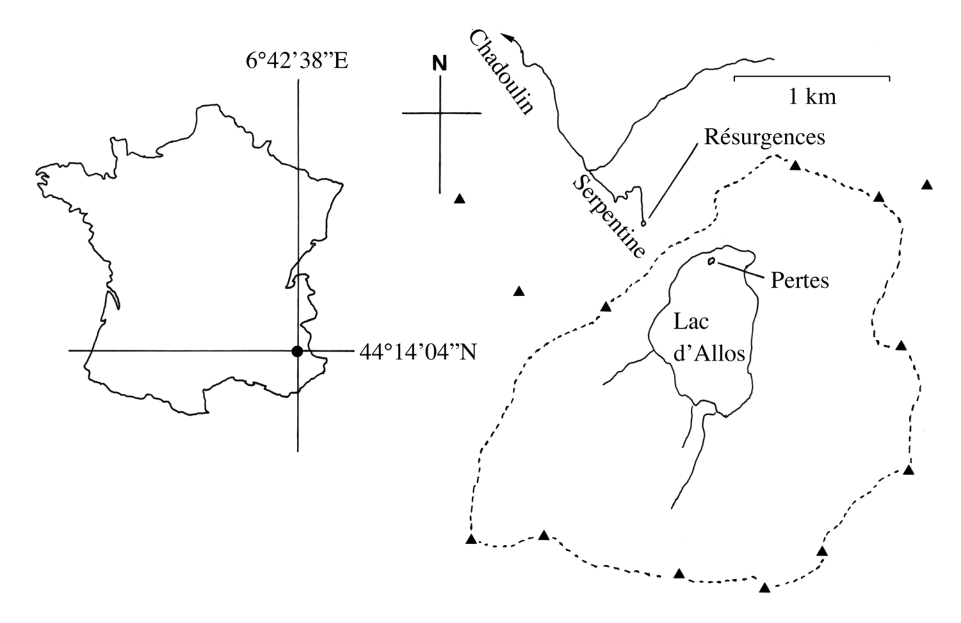


Figure 1. - Carte du lac d'Allos (ligne pointillée - - - : limite du bassin versant). *[Map of Lake Allos (dotted line - - - : limit of water drainage).]*

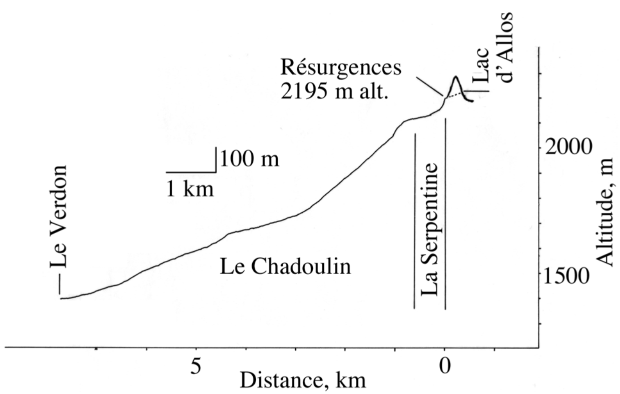


Figure 2. - Profil en long de la Serpentine et du Chadoulin depuis le lac d'Allos jusqu'au Verdon. La distance est depuis les résurgences. (ligne pointillée - - - : exutoire souterrain). *[Longitudinal profile of the Serpentine and Chadoulin brooks from Lake Allos till the Verdon river. Distance is from the reappearance of water. (dotted line - - - : underground outlet).]*

l'exutoire et la forte pente du cours d'eau issu du lac (Fig. 2) représentent un obstacle physique qui provoque une discontinuité piscicole totale ente le lac et le bassin du Verdon (Rivier, 1994).

Actuellement dans le lac d'Allos, les ombles chevaliers y forment deux populations distinctes. La première est constituée de poissons à croissance normale, de 30 à 40 cm longueur totale (LT) à l'âge de 5 à 7 ans, qui sont sublittoraux. L'autre population comprend des poissons à faible croissance, des longueurs comprises entre 15 et 20 cm LT à un âge de plus de 10 ans, qui sont pélagiques (Rivier, 1996).

On ne sait cependant pas si *S. alpinus* y est autochtone ou non (Machino, 1991). Depuis 1992, quelques données historiques ont été retrouvées, mais malheureusement n'ont pas été présentées jusqu'ici. À partir d'elles, nous allons malgré tout tenter de comprendre l'origine de l'omble chevalier dans ce lac.

RÉSULTATS

L'origine de l'omble chevalier dans le lac d'Allos n'a fait l'objet que de quelques publications. Pour certains, l'espèce y serait autochtone (CTGREF, 1975 ; Kiener, 1985) ; pour d'autres, il y aurait eu introduction à la fin du 19e siècle (CTGREF, 1979 ; Kiener *et al.*, 1980 ; CEMAGREF, 1986). Pour sa part, Machino (1991) a évoqué la possibilité d'une introduction un peu plus ancienne (vers 1860), en s'appuyant sur le fait qu'au moins trois établissements de pisciculture du département des Alpes-de-Haute-Provence possédaient à cette date des ombles chevaliers provenant de la Pisciculture d'Huningue (commune de Blotzheim, Haut-Rhin). Si c'est bien le cas, les souches proviendraient de Suisse, de Bavière ou du Wurtemberg (Direction Générale des Ponts et Chaussées et des Chemins de Fer, 1862).

Il y a très peu de documents anciens sur les poissons du lac d'Allos et sur leur pêche. Néanmoins quelques informations bibliographiques sur les faunes locales ou sur la région peuvent apporter des précisions. Féraud (1861) et Malte-Brun (1882) parlent de la truite fario (*Salmo trutta*) du lac d'Allos, mais pas de l'omble chevalier. Pellissier (1901) et Eisenmenger et Cauvin (1914) ne signalent pas non plus la présence de ce poisson dans le lac. Coste (1896) et le Syndicat d'Initiative de la Haute Vallée du Verdon et du Lac d'Allos (1905), qui fournissent pourtant des renseignements clés sur la pêche dans cette région, n'auraient pas manqué d'y mentionner la présence de l'omble chevalier s'ils avaient eu quelques raisons de la soupçonner. Il faut noter que, selon Pellissier (1901), le docteur Simon-Jude Honnorat

(1783-1852) aurait écrit dans l'un des ses ouvrages les lignes suivantes : …« dans le lac d'Allos, il existe, sinon des espèces particulières de truites, du moins des variétés fort remarquables qui diffèrent beaucoup de celles du lac du Lauzanier et de celles des rivières »…« le lac d'Allos contient les truites saumonées et celles non saumonées ».

De plus, d'après le procès-verbal de la séance du 26 avril 1778 établi par la mairie d'Allos, deux types de truites étaient connus dans le lac d'Allos : la truite de la première qualité (*sic*), et aussi celle de la seconde qualité (*sic*) vulgairement appelée "durgan". La dénomination "durgan" est assez connue dans le sud de la France et s'applique au barbeau méridional (*Barbus meridionalis*). Mais pour le lac d'Allos, Honnorat (1848) donne la précision suivante : « DURGAN : Est aussi le nom qu'on donne à Allos, aux vieilles truites du lac, qui se font remarquer par la grosseur de leur tête et la maigreur de leur corps »(*sic*).

On pourrait donc supposer, d'après ces descriptions, que l'un de ces types particuliers de poissons était l'omble chevalier. Dans ce cas, ledit "durgan" pourrait être un omble chevalier affecté de nanisme. Cela n'aurait pas échappé à Coste (1896), excellent naturaliste, lors de sa visite au lac d'Allos. Mais cet auteur ne parle aucunement d'omble chevalier à cette occasion.

D'autres manuscrits fournissent des informations intéressantes. Ainsi, 2500 alevins d'ombles chevaliers ont été expédiés, le 18 juin 1922, depuis la commune de Barcelonnette (Alpes-de-Haute-Provence) jusqu'à celle d'Allos (Alpes-de-Haute-Provence) afin d'empoissonner le lac d'Allos (Conservateur des Eaux et Forêts à Aix, 1922), mais le résultat de l'opération n'a pas été mentionné. Fourney (1923) signale la présence d'ombles chevaliers dans le lac d'Allos. Enfin, un certain nombre d'ombles chevaliers ont été déversés dans le lac d'Allos en 1924 (Fourcaud, 1925).

À l'heure actuelle, la plupart des personnes contactées dans le département des Alpes-de-Haute-Provence, et les pêcheurs en particulier, pensent que l'omble chevalier est une espèce autochtone dans le lac d'Allos. Or, d'après les documents consultés et d'après diverses communications, l'absence de dénomination locale désignant l'omble chevalier est un fait frappant. Si ce poisson y était autochtone et si les pêcheurs en avaient eu connaissance, les hommes auraient utilisé une appellation dialectale. La dénomination "omble chevalier" est originaire de Suisse romande et de Savoie. Ailleurs, par exemple au lac de Paladru (Isère) au 17e siècle, on employait le terme "dorade" pour désigner cette espèce (Chorier, 1661 : p. 25-28 ; Charvet, 1846 ; Perrier, 1899). Il est donc difficile d'admettre que les habitants de la région d'Allos n'aient pas trouvé dans leur langue, le provençal, un nom s'appliquant à l'omble chevalier.

Toutes ces données bibliographiques peuvent se résumer ainsi : absence de signalement de l'omble chevalier dans le lac d'Allos au 19e siècle et jusqu'aux années 1910 ; projet de déverser des ombles chevaliers dans le lac d'Allos en 1922 ; présence d'ombles chevaliers dans le lac d'Allos en 1923 ; ombles chevaliers déversés dans le lac d'Allos en 1924 ; absence de dénomination en dialecte local pour désigner l'omble chevalier.

Ces données semblent bien démontrer que l'omble chevalier est une espèce allochtone dans le lac d'Allos et qu'il y aurait été acclimaté au début du 20e siècle. Quant aux stocks d'ombles chevaliers élevés dans les piscicultures du département des Alpes-de-Haute-Provence en 1860, on ne sait pas ce qu'ils sont devenus : il semble qu'ils aient complètement disparu sans laisser la moindre trace.

DISCUSSION

D'après l'enquête sur la répartition de l'omble chevalier en France effectuée de 1986 à 1993, cette espèce était établie dans 138 lacs (Machino, 1995a, 1995b), alors que sa répartition géographique était limitée à trois lacs en 1800 (Léman, lac du Bourget, lac de Paladru). Ces derniers sont de grands lacs profonds de basse altitude. En France, l'omble chevalier était en fait un salmonidae d'un tel milieu, alors qu'aujourd'hui, il est considéré comme une espèce des lacs de haute montagne.

Un cas semblable s'est produit également en Suisse. D'après Fatio (1890 : p. 408-409), l'omble chevalier ne se trouvait pas autrefois au-dessus de 800 m d'altitude en Suisse, tandis que maintenant, on le rencontre jusqu'à 2682 m (Pedroli *et al*., 1991). En revanche, un cas inverse s'est produit en Italie, où, autrefois, l'omble chevalier vivait exclusivement dans les lacs de haute montagne de la région Trentino-Alto Adige (Machino, 1999). Cette répartition très particulière non naturelle, était en fait due à des introductions très anciennes, datant du Moyen Âge (Machino, 1999).

L'omble chevalier est donc allochtone dans tous les lacs de haute montagne en France, en Suisse, en Italie et dans le Tyrol autrichien (Pechlaner, 1984 ; Machino, 1995a, 1999). C'est probablement aussi le cas en Allemagne et dans les autres provinces autrichiennes, mais dans ces derniers cas, il n'y a pas à notre connaissance d'études permettant de l'affirmer.

Alors que l'omble chevalier du lac d'Allos n'est pas autochtone, l'origine de la souche n'est pas connue avec certitude. Toutefois il est fort probable qu'elle provienne du Léman, car la pisciculture de l'administration des Eaux et Forêts à Thonon-les-Bains était le plus grand centre de diffusion d'ombles chevaliers en France au début du 20e siècle. Après l'acclimatation de l'omble chevalier dans le lac d'Allos, les repeuplements en cette espèce n'ont pas été

renouvelés, semble-t-il. Il est même très possible que le repeuplement effectué en 1924 ait été le dernier. Depuis cette date, le pool génétique de l'omble chevalier du lac d'Allos n'aurait pas été contaminé. Ce serait donc un témoin précieux de la souche ancestrale du Léman. Quant à la souche mère dans le Léman, elle aurait été perturbée dans les années 1960 par l'introduction de souches scandinaves (Machino, 1991).

En conséquent, le lac d'Allos fait partie des rares lacs, qui possèdent encore la "pure" souche de l'omble chevalier du Léman depuis le début du 20e siècle en France (Crettiez, 1907 ; Dussart, 1955 ; Machino, 1991). De plus, dans le lac d'Allos, les ombles chevaliers seraient en cours d'une évolution, car deux populations distinctes existent aujourd'hui (Rivier, 1996). Ce lac pourrait donc être considéré, pour l'omble chevalier du Léman, comme un "sanctuaire". Le mot n'est certainement pas trop fort.

CONCLUSION

L'acclimatation de l'omble chevalier dans le lac d'Allos constitue un exemple remarquable des possibilités d'adaptation de cette espèce. Dans ce lac, plusieurs décennies après son acclimatation, l'omble chevalier a réussi à former actuellement deux populations distinctes (Rivier, 1996). La biologie et la génétique de ces populations mériteraient par conséquent une étude approfondie, ce lac constituant en quelque sorte un laboratoire naturel où l'on pourrait suivre l'évolution de ces populations. Maintenant, le lac d'Allos et ses ombles chevaliers font partie des patrimoines naturels de la France.

RÉFÉRENCES

CARMIÉ H., 1978. - Hydrobiologie du Haut-Verdon. Mémoire de fin d'études de l'École Supérieure d'Agriculture de Purpan (Toulouse). 117 p. Le Tholonet: Section Qualité des Eaux, CTGREF.

CEMAGREF, 1986. - Écologie d'un lac d'altitude: le lac d'Allos dans le Parc National du Mercantour. 62 p. Le Tholonet: Section Qualité des Eaux, CEMAGREF.

CHARVET A., 1846. - Livre deuxième: Règne animal. *In:* Statistique générale du Département de l'Isère, vol. 2, (Gueymard E., Charvet A., Pilot J. & A. Gras, eds), pp. 193-356. Grenoble: Allier Père et fils.

CHORIER N., 1661. - Histoire générale du Dauphiné, vol. 1: 703 p. Grenoble: Chez Phillipe Charvys. Réimpression en 1878 à Valence par Chenevier. Réimpression en 1971 à Grenoble par 4 Seigneurs.

CONSERVATEUR DES EAUX ET FORÊTS À AIX, 1922. - Relevé des affaires non encore suivies de décisions le 24 juin 1922. Manuscrit: 1 p. Digne: Archives Départementale des Alpes-de-Haute-Provence. Cote: 7M331-Pêche, 431P-article 1 - Repeuplement des rivières.

COSTE T., 1896. - Une tournée dans les Alpes. *Bull. Soc. Sci. Litt. Basses-Alpes*, année 1895/1896, 7: 75-100, 170-186, 233-251, 386-393, 636-647, 673-695.

CRETTIEZ J., 1907. - De la culture de l'omble-chevalier du lac Léman: métis et hybrides de ce salmonide. *C.R. de la 35e session - Assoc. Fr. Avanc. Sci.*, Congrès de Lyon 1906, 35(2): 498-506.

CTGREF, 1975. - Schéma piscicole du Verdon et problème d'aménagement. Etude N° 10: 32 p. Le Tholonet: Section QEPP, CTGREF.

CTGREF, 1979. - Aspects piscicoles du Verdon: Problèmes d'aménagements et suggestions. Étude N° 16: 3 vols (65 p. + 73 p. + 41 p.). Le Tholonet: Section QEPP, CTGREF.

DAVAINE P. & E. BEALL, 1997. - Introduction de salmonidés en milieu vierge (îles Kerguelen, Subantarctique): enjeux, résultats, perspectives. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 70(344/345): 93-110.

DIRECTION GÉNÉRALE DES PONTS ET CHAUSSÉES ET DES CHEMINS DE FER, 1862. - Notice historique sur l'Établissement de Pisciculture de Huningue (Département du Haut-Rhin). (Auteur: Jules Coumes). 143 p. Strasbourg: Veuve Berger-Levrault.

DUSSART B., 1955. - Un poisson trop peu connu en France: l'omble chevalier. *La Terre et la Vie*, 102(3): 128-158 + pl. 3-4.

EISENMENGER G. & C. CAUVIN, 1914. - La Haute-Provence: Etude de Géographie régionale. 250 p. Digne: Chez les auteurs et les principales librairies.

FATIO V., 1890. - Faune des Vertébrés de la Suisse, vol. 5: Histoire naturelle des Poissons, 2e partie. 576 p. Genève & Bâle: H. Georg.

FÉRAUD J.M.M., 1861. - Histoire et géographie du département des Basses-Alpes. 744 p. Digne: Vial.

FOURCAUD, 1925. - Rapport de Fourcaud, garde-général des Eaux et Forêts à Barcelonnette. Manuscrit: 2 p. Digne: Archives Départementales des Alpes-de-Haute-Provence. Cote: 7M331-Pêche, 413P-article 1 - Repeuplement des rivières.

FOURNEY, 1923. - Renseignements sur la pêche et la pisciculture dans le département [des Basses-Alpes]. Manuscrit: 14 p. Digne: Archives Départementales des Alpes-de-Haute-Provence. Cote: 7M331-Pêche, 413P-article 1 - Comité de pêche et de piscicultures fluviales.

HAMMAR J., 1998. - Evolutionary ecology of Arctic char (*Salvelinus alpinus* (L.)). Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology, vol. 408: 31 p. Uppsala Univ. Library, Uppsala.

HONNORAT S.J., 1848. - Dictionnaire provençal-français ou Dictionnaire de la langue d'Oc ancienne et moderne. 3 vols: 2182 p. Réimpression en 1991 à Raphaèle-les-Arles par Marcel Petit C.P.M.

HUG G., 1975. - Allos: Alpes de Haute Provence. 93 p. Nice: Offset Azur.

KIENER A., 1985. - Au Fil de l'Eau en Pays méditerranéen. 307 p. Avignon: Aubanel.

KIENER A., RIVIER B., DUMONT B. & J. RONDON, 1980. - Principaux aspects écologiques et piscicoles du lac d'Allos. *In:* Colloque sur les Lacs naturels, Chambéry (Balland P. & G. Blake, eds), pp. 233-247. Chambéry: Service Biologie Animale, Faculté des Sciences et Techniques, Univ. Savoie.

MACHINO Y., 1991. - Répartition géographique de l'omble chevalier (Poisson, Salmonidae, *Salvelinus alpinus*) en France. Diplôme Supérieur de Recherches. 438 p. Laboratoire de Zoologie-Hydrobiologie, Univ. Grenoble 1.

MACHINO Y., 1995a. - L'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*), poisson mythifié. *Bull. Soc. Dauphin. Etudes Biol. Prot. Nat. (Bio-Club)*, année 1994, 22: 23-34 + erratum.

MACHINO Y., 1995b. - The status of *Salvelinus* in France. *Nordic J. Freshwater Res.*, 71: 352-358.

MACHINO Y., 1998. - Extension of geographic distribution, exploitation, and protection of the Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in France. *ISACF Inform. Ser.*, 6: 87-94.

MACHINO Y., 1999. - History and status of Arctic charr introductions in southern Europe. *ISACF Inform. Ser.*, 7: 33-39.

MALTE-BRUN V.A., 1882. - Basses-Alpes: Histoire, Géographie et Statistique, Administration. Collection "La France Illustrée", nouvelle édition N°16: 58 p. Paris: J. Rouff. Réimpression en 1981 à Bourg-en-Bresse par l'Édition du Bastion.

MAURIN H. (dir.), 1994. - Inventaire de la Faune menacée en France: le Livre rouge. 176 p. Paris: Nathan.

PECHLANER R., 1984. - Historical evidence for introduction of Arctic charr into high-mountain lakes of the Alps by man. *In:* Biology of Arctic charr: Proc. Int. Symposium on Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, (Johnson L. & B.L. Burns, eds), pp. 549-557. Winnipeg: Univ. Manitoba Press.

PEDROLI J.C., ZAUGG B. & A. KIRCHHOFER, 1991. - Verbreitungsatlas der Fische und Rundmäuler der Schweiz/Atlas de distribution des poissons et cyclostomes de Suisse. Collection "Documenta Faunistica Helvetiae", vol. 11: 207 p. + errata. Neuchâtel: Centre Suisse de Cartographie de la Faune.

PELLISSIER J.E., 1901. - Histoire d'Allos depuis les Temps les plus reculés jusqu'à nos Jours. 2 vols: 638 p. Digne: Chaspoul et Veuve Barbaroux.

PERRIER L., 1899. - Sur l'omble chevalier du lac de Paladru (Isère) et sur la confusion spécifique qui règne entre l'omble chevalier et l'ombre commune. *Ann. Univ. Grenoble*, 11: 165-178.

RIVIER B., 1994. - Études des peuplements ichtyologiques du lac d'Allos. 31 p. Le Tholonet: Division Hydrobiologie, CEMAGREF.

RIVIER B., 1996. - Lacs de haute Altitude: Méthodes d'Échantillonnage ichtyologique, Gestion piscicole. Collection "Etudes gestion des milieux aquatiques", vol. 11: 122 p. + errata. Antony: CEMAGREF.

SYNDICAT D'INITIATIVE DE LA HAUTE VALLÉE DU VERDON ET DU LAC D'ALLOS, 1905. - Guide-livret illustré de la Haute-Vallée et du lac d'Allos. 81 p. Beauvezer: Syndicat d'Initiative de la Haute Vallée du Verdon et du Lac d'Allos (section à Annot).

Reçu le 27 mai 2001.
Accepté pour publication le 13 mai 2002.